Gedruckt auf Kosten des Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Über die Orientierung des Weibchens von *Liogryllus campestris* L. nach dem Stridulationsschall des Männchens

Ein Beitrag zur Physiologie des tympanalen Sinnesorgans

Von

Prof. a. D. Dr. J. Regen, Wien

(Vorgelegt in der Sitzung am 26. April 1923)

Vorwort.

Aus meinen früheren Untersuchungen über diesen Gegenstand[1] hatte es sich ergeben, daß das tympanale Sinnesorgan von *Liogryllus campestris* L. wahrscheinlich ein Gehörorgan ist. Um jedoch auf diesem beinahe noch gänzlich unerforschten Gebiete weiter vordringen zu können, war es zunächst notwendig, die Untersuchungsmethode zu verbessern. Die bisher angewendete direkte Beobachtung stellte an den Experimentierenden sehr große Anforderungen. Sie wirkte auf die Dauer ermüdend und es konnten daher die Untersuchungen nicht, wie es wünschenswert gewesen wäre, längere Zeit hindurch ununterbrochen fortgesetzt werden. Überdies waren geeignete Versuchstiere in der Gefangenschaft schwer erhältlich.

Ich war also bemüht, eine Versuchsanordnung auszuarbeiten, bei welcher die direkte Beobachtung wenigstens bei einem Teile dieser Untersuchungen ausgeschaltet werden konnte.

Als ich nun im Jahre 1911 von der Akademie der Wissenschaften in Wien aus den Erträgnissen des Wedl-Legates eine Subvention erhielt, wurde es mir möglich, in der freien Natur auf dem Grunde der Landwirtschaftlich-chemischen Bundes-Versuchsanstalt in Wien ein Terrarium (Flächeninhalt $= 12\,m^2$) einzurichten, auf welchem im Jahre 1912 die ersten diesbezüglichen Experimente

[1] »Experimentelle Untersuchungen über das Gehör von *Liogryllus campestris* L.« Zoolog. Anz., Bd. XL, Nr. 12, 1912. »Über die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. Ein Beitrag zur Frage der Orientierung bei den Insekten.« Pflüger's Archiv, Bd. CLV, Bonn 1913.

durchgeführt wurden. Da aber zeigte es sich, daß solchen Versuchen, wie ich sie im Sinne hatte, nur dann volle Beweiskraft zukommen könnte, wenn sie in großem Maßstabe durchgeführt würden.

Obgleich also die ersten Versuche wegen der allzu kleinen Dimensionen des Versuchsfeldes noch keine endgültigen Resultate ergaben, waren sie doch von grundlegender Bedeutung, weil es erst auf Grund der dabei gemachten Erfahrungen möglich wurde, die gestellte Aufgabe später mit Erfolg zu lösen.

Der Akademie der Wissenschaften und dem hochgeehrten Herrn Sektionschef Ing. Dr. Franz Dafert, Direktor der Landwirtschaftlich-chemischen Bundes-Versuchsanstalt, bin ich für diese Förderung meiner wissenschaftlichen Arbeit zu großem Danke verpflichtet.

Der entscheidende Schritt wurde erst getan, als mir mein hochgeschätzter Freund, Herr Dr. Wilhelm Gutmann, ein großes Freilandterrarium, ein Versuchshäuschen und die erforderlichen Apparate zur Verfügung stellte.

Die vorliegenden Versuche und Beobachtungen wurden in den Jahren 1912—1914 durchgeführt. In der Hoffnung auf günstigere Zeitverhältnisse wartete ich mit deren Veröffentlichung. Da eine ausführliche, der Sache entsprechende Darstellung der Untersuchungen noch immer nicht möglich ist, habe ich mich entschlossen, diese nach achtjähriger Wartezeit vorläufig in gedrängter Kürze zur allgemeinen Kenntnis zu bringen.

Versuche.

Das Terrarium, auf welchem die entscheidenden Versuche stattgefunden haben, stellt im Grundriß ein Quadrat von 576 m^2 Flächeninhalt dar.

Das Wesentliche der neuen Versuchsanordnung besteht in folgendem:

In der Mitte des Versuchsfeldes befindet sich das zirpende Männchen. Ein dicht geschlossener Kreis von Fangapparaten umgibt es. Auf der Fläche des Terrariums, die einer üppigen Wiese in der freien Natur gleicht, befinden sich die Weibchen, die wie ihre Geschlechtsgenossinnen in Feld und Flur ihre Erdlöcher bewohnen.

Werden nun die Weibchen wirklich von dem zirpenden Männchen angelockt, so müssen sie trachten, zu diesem zu gelangen und so auf ihrem Wege schließlich in die Fangapparate geraten. Dies ist in der Tat der Fall. Wird der Stridulationsschall des zirpenden Männchens und der Zeitpunkt der Gefangennahme der einzelnen Weibchen mittels entsprechender Apparate Tag und Nacht registriert, so wird das ganze in Betracht kommende Tatsachenmaterial objektiv mit der größten Präzision festgehalten. Auf diesem Wege ist es also möglich, erforderlichenfalls die direkte Beobachtung während eines derartigen Versuches fast gänzlich

auszuschalten. Es ist nur notwendig, die gefangenen Weibchen von Zeit zu Zeit aus ihren Gefängnissen wieder zu befreien.

Die Beschreibung der einzelnen Apparate und ihre bildliche Darstellung bleiben der definitiven Arbeit vorbehalten.

Bei den im Jahre 1914 durchgeführten Untersuchungen wurden 1600 Weibchen verwendet, die in zehn konzentrischen Kreisen das Versuchsfeld bewohnten.

Zunächst sollte die Funktion des tympanalen Sinnesorgans in einer jeden Zweifel ausschließenden Weise festgestellt werden. Zu diesem Zwecke wurden vor Beginn der Versuche 800 Versuchstieren teils unmittelbar nach der letzten, teils unmittelbar nach der vorletzten Häutung die Tympanalorgane, beziehungsweise die Anlagen derselben mit einer Nadel beiderseits gänzlich zerstört. Nach der Operation wurde jedes Tier wieder in seine unterirdische Behausung zurückgebracht.

Die anderen 800 Weibchen waren zu Beginn der Versuche vollkommen unversehrt.

In jedem Kreise befanden sich gleich viele Versuchstiere der einen und der anderen Gruppe; sie waren derart angeordnet, daß in annähernd gleichen Abständen fortlaufend auf ein unversehrtes Tier ein operiertes folgte.

Jene unversehrten Weibchen nun, die im Laufe der Untersuchungen in die Fangapparate gerieten, bildeten eine Gruppe von ganz besonders geeigneten Versuchstieren. An diesen wurden folgende operativen Eingriffe vollzogen.

Einem Teile von ihnen wurde das Tympanalorgan beiderseits, einem anderen Teile dasselbe Organ nur auf der einen Seite entfernt; einem dritten Teile wurden die Antennen abgenommen.

Der Rest blieb unversehrt.

Alle diese Weibchen wurden genau gekennzeichnet, so daß ich später jedes sofort wieder erkennen konnte, und dann auf dem Versuchsfelde in bestimmten Entfernungen vom Standorte der Männchen wieder in die Erdlöcher ausgelassen.

In der Mitte des Versuchsfeldes waren die Männchen derart verdeckt aufgestellt, daß sie von den Weibchen keinesfalls gesehen werden konnten. Die Anzahl der Männchen variierte, wie der Gang der Versuche es eben erforderte, zwischen 0 und 9. Im Laufe der Untersuchungen wurde das Stridulationsorgan dreier Männchen außer Funktion gesetzt, so daß sie gar keinen Schall mehr hervorbringen konnten. Es sollte sich nämlich zeigen, ob solche Männchen noch imstande wären, die Weibchen heranzulocken.

Der Standplatz der Männchen war von 32 Fangapparaten umgeben. Bevor ein Weibchen in einen der Fangapparate eintreten konnte, mußte es noch eine vertikale Wand von 10 *cm* Höhe erklettern.

Der Zulauf der Weibchen in die Fangapparate war über alle Erwartung groß. Am 20. Mai fing sich das erste Weibchen und

von da an steigerte sich die Zahl der gefangenen Versuchstiere beinahe von Tag zu Tag. Am 9. Juni, an welchem Tage 77 Weibchen in die Fangapparate kamen, wurde der Höhepunkt erreicht. Von da an sank die Zahl der Ankömmlinge und am 25. Juni fingen sich die letzten zwei Tiere.

In das Protokoll wurde jede einzelne Gefangennahme in der Reihenfolge, wie sie erfolgt war, eingetragen und numeriert. Den Abschluß dieser Eintragungen bildet Nr. 728.

Von jenen Weibchen, die sich bereits einmal gefangen hatten und die dann wieder ausgelassen worden waren, kamen viele ein zweitesmal, eine größere Anzahl derselben ein drittesmal, einige davon ein viertes- und einzelne sogar ein fünftesmal in die Nähe der Männchen und wurden gefangen. Das waren aber nur solche Weibchen, welche die Tympanalorgane besaßen, und sie kamen in die Fangapparate nur dann, wenn von der Mitte des Versuchsfeldes her das Gezirpe erschallte.

In den Jahren 1912 und 1913 wurden sowohl in der freien Natur als auch im Terrarium der Akademie der Wissenschaften verschiedene Beobachtungen, namentlich aber solche über das Verhalten der Weibchen zur Paarungszeit angestellt, um nach gewonnener Einsicht die entsprechenden Vorbereitungen für die kommenden Versuche treffen zu können. Die wichtigsten dieser Beobachtungen, deren Richtigkeit der allgemeine Verlauf der Versuche des Jahres 1914 vollauf bestätigte, werden im nächstfolgenden Abschnitt angeführt. Sie bilden einen Teil der Ergebnisse dieser Untersuchungen.

Ergebnisse.

1. Der vom Männchen hervorgebrachte Stridulationsschall übt eine anziehende Wirkung auf das Weibchen nur dann aus, wenn dieses vom Geschlechtstrieb erfaßt wird. Vor dem Erwachen des Geschlechtstriebes, nach seinem Erlöschen und während einer zeitweiligen Zurückdrängung desselben verhält sich das Weibchen dem Stridulationsschall gegenüber, wie es den Anschein hat, völlig gleichgültig.

2. Vernimmt das vom Geschlechtstrieb erfaßte Weibchen die Zirplaute und sind keine Hemmungen vorhanden, so reagiert es auf den Stridulationsschall. Es verläßt seine unterirdische Wohnung, in der es bis zu diesem Zeitpunkte Schutz gefunden hat, für immer und bewegt sich, augenscheinlich den Zirplauten nachgehend, in der Richtung zum Schallerreger hin. Die Bewegung des Weibchens ist dabei orientiert. Es findet in diesem Falle das zirpende Männchen zielsicher.

3. Vernimmt jedoch das paarungsbedürftige Weibchen die Zirplaute nicht, sei es, daß ihm das betreffende, die Schallreize rezipierende Organ fehlt, sei es, daß in seiner Umgebung keine Zirplaute erschallen, so bleibt es noch längere Zeit in seiner

Behausung, gleichsam auf den Stridulationsschall, den orientierenden Fernreiz, wartend.

4. Dieses »Warten« ist aber nach einigen Tagen zu Ende. Vernimmt nämlich das Weibchen den Stridulationsschall nach dieser Zeit noch immer nicht, dann wird es von dem sich immer mehr steigernden Geschlechtstrieb endlich von seinem Aufenthaltsort gleichsam fortgetrieben. Und nun streift das Weibchen in der Umgebung nach allen Richtungen ziellos umher, anscheinend das Männchen suchend. Diese Bewegungen sind jedoch in keiner Weise orientiert. Das Weibchen findet in diesem Falle das Männchen nicht oder nur ganz zufällig.

5. Gelangen zu einem Weibchen von *Liogryllus campestris* L., das sich auf einer ebenen Fläche befindet, Schallwellen auf direktem Wege, so findet es unter den oben angegebenen Voraussetzungen den Schallerreger, d. i. das zirpende Männchen, aus einer Entfernung von 10 *m* mit großer Sicherheit. Dies ist auch dann der Fall, wenn es sich seinen Weg durch dichtes, hohes Gras bahnen muß.

Es deutet aber alles darauf hin, daß die äußerste Entfernung, aus welcher das Weibchen das zirpende Männchen noch aufzufinden vermag, 10 *m* bedeutend übersteigen dürfte.

6. Empfängt ein paarungswilliges Weibchen von *Liogryllus campestris* L., das sich am Fuße eines beiläufig 1·5 *m* hohen, steilen, mit dichtem, etwa 50 *cm* hohem Gras bewachsenen Abhanges befindet, aus einer Entfernung von etwa 10 *m* Schallreize auf indirektem Wege teils durch die vom Schallerreger sich ausbreitenden Kugelwellen, teils durch ebensolche Wellen, die von einer gegenüberliegenden, etwa 1 *m* entfernten, 40 *cm* hohen und beinahe 24 *m* langen vertikalen Glaswand reflektiert werden, so gestaltet sich seine Orientierung zum zirpenden Männchen hin schon merklich schwieriger.

In Anbetracht des Umstandes jedoch, daß ein an der gleichen Stelle horchendes menschliches Gehörorgan über den Standort der Schallquelle keine sichere Auskunft mehr geben konnte, ist es wohl bemerkenswert, daß sogar unter derart erschwerten Orientierungsbedingungen verhältnismäßig viele Weibchen die Fangapparate erreichten.

7. Wird das Stridulationsorgan des Männchens außer Funktion gesetzt, so ist dieses nicht mehr imstande, das Weibchen zielsicher herbeizulocken, um dessen Befruchtung zu bewirken; denn es besitzt kein Organ, welches das Stridulationsorgan ersetzen könnte.

Der vom Stridulationsorgan des Männchens von *Liogryllus campestris* L. hervorgebrachte Schall erscheint somit als ein Sinnesreiz von höchster biologischer Bedeutung.

8. Wird dem Weibchen das tympanale Sinnesorgan beiderseits gänzlich zerstört, so ist es nicht mehr imstande, das zirpende

Männchen aus einer größeren Entfernung zielsicher aufzufinden; denn es besitzt kein Sinnesorgan, welches das Tympanalorgan ersetzen könnte. Die Befruchtung eines solchen Weibchens ist somit höchst unwahrscheinlich.

Das Tympanalorgan des Weibchens von *Liogryllus campestris* L. enthüllt sich demnach als ein Sinnesorgan von höchster biologischer Bedeutung.

Des Tympanalorgans einseitig beraubte Weibchen finden zwar das zirpende Männchen noch, aber viel schwieriger.

Das Stridulationsorgan und das tympanale Sinnesorgan sind, wie aus dem Gesagten hervorgeht, Organe, die erst im Geschlechtsleben von *Liogryllus campestris* L. ihre Aufgabe zu erfüllen bestimmt sind. Im Zusammenhange damit sehen wir auch, daß bei den Larven diese Organe nicht zur Ausbildung gelangen. Diese schon längere Zeit bekannte Tatsache findet durch diese Untersuchungen somit ihre Aufklärung.

Hinsichtlich der Entfernungen, aus denen das Weibchen das Männchen aufzufinden imstande ist, möchte ich an dieser Stelle folgendes bemerken:

Unter der »größeren Entfernung«, von der oben die Rede war, wird eine solche von etwa 2 *m* verstanden. So weit waren nämlich bei den im Jahre 1914 durchgeführten Versuchen die nächsten Weibchen von den Männchen entfernt.

Verschiedene Beobachtungen lassen es jedoch als wahrscheinlich erscheinen, daß auch auf ganz geringe Entfernungen hin das Männchen nur dann, wenn es zirpt, vom Weibchen »erkannt« wird.

Das Vermögen des Weibchens, auf größere Entfernungen hin durch den Geruchssinn etwas festzustellen, ist auffallend gering. Ebenso scheint es, daß es mit Hilfe seines Gesichtssinnes selbst aus einer unbedeutenden Entfernung das Männchen nicht zu erkennen vermag.

Die Frage, ob das Weibchen das zirpende Männchen auf eine ganz geringe Entfernung hin etwa mit Hilfe der Fühler oder anderer Organe aufzufinden imstande wäre, werden erst fortgesetzte Untersuchungen aufklären.

9. Die Zirplaute des Männchens erscheinen einerseits als akustische Signale, die dem paarungslustigen Weibchen den Standort des Männchens kundtun, anderseits als Lockrufe, indem sich das befruchtungsbedürftige Weibchen augenscheinlich den Zirplauten nachgehend in der Richtung auf den Schallerreger zu bewegt. Sie stellen in Wirklichkeit jene Sinnesreize dar, die unter bestimmten Bedingungen die Orientierungsbewegungen des Weibchens auslösen, dieses aus der Ferne auf das Erregungszentrum der Schallwellen gleichsam hinlenken.

Der Stridulationsschall bedeutet ferner einen spezifischen Sinnesreiz. Nur ein einziges Organ ist für dessen Aufnahme besonders eingerichtet und empfänglich. Dieses Organ, das Tympanalorgan, stellt somit das dem akustischen Reiz »adäquate« Sinnesorgan dar.

Die bisherigen Versuche weisen darauf hin, daß das charakteristische Merkmal, an dem das Weibchen den Stridulationsschall des Männchens aus großer Entfernung erkennt, in erster Linie die Tonhöhe ist. In geringerer Entfernung hingegen scheint mehr das Intermittierende des Zirplautes das Erkennungszeichen zu bilden.

Da die Scheidung dieser beiden Merkmale des Stridulationsschalles wahrscheinlich experimentell durchführbar sein wird, ist zu gewärtigen, daß fortgesetzte Untersuchungen einen genaueren Aufschluß über diese Erscheinung bringen werden.

10. Das Tympanalorgan des Weibchens ist ein spezifisches Sinnesorgan. Es hat die Aufgabe, den Stridulationsschall, einen akustischen Sinnesreiz, aufzunehmen, zur Nervenerregung zu verwerten und Sinneseindrücke zu vermitteln, durch deren räumliche Lokalisation eine für die Erhaltung der Art wichtige Reizbeantwortung ausgelöst wird. Diese äußert sich in reflektorischen Bewegungen, die die Orientierung des Weibchens im Raume herbeiführen und es behufs Befruchtung zum Männchen bringen.

Die Frage, ob bei der Vermittlung des akustischen Reizes die Luft oder der feste Boden als Schalleiter dient, wurde bisher nicht näher untersucht. Nach meinen an *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ durchgeführten Versuchen[1] erscheint es wahrscheinlich, daß auch bei *Liogryllus campestris* L. ♀ die Luft als Schallmittel in Betracht kommt.

Ich habe mir jedoch vorgenommen, auch bei *Liogryllus campestris* L. ♀ dieser Frage auf experimentellem Wege nachzugehen.

11. Die reflektorisch-automatische Orientierungsbewegung des Weibchens in der Richtung zum zirpenden Männchen hin vollzieht sich nur solange, als der Stridulationsschall, der adäquate Sinnesreiz, andauert. In dem Augenblick, als dieser erlischt, hört die Bewegung auf, orientiert zu sein. Das Weibchen setzt nach dem Aufhören des Schallreizes seine Bewegung nicht einmal eine ganz kurze Strecke in der vorher eingehaltenen Richtung fort.

12. Der Weg, den ein Weibchen, dessen Tympanalorgan beiderseits unversehrt ist, während seiner Orientierungsbewegung auf einer freien, ebenen, nicht mit Gras bedeckten horizontalen Fläche zurücklegt, gleicht einer bald mehr, bald weniger ausgeprägten Zickzacklinie. Jede Teilstrecke derselben wird rasch durchlaufen,

[1] »Untersuchungen über die Stridulation und das Gehör von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂.« Sitzungsberichte d. Akad. d. Wissenschaften in Wien, mathem.-naturw. Klasse; Bd. CXXIII, Abt. I, Juli 1914.

dann hält das Weibchen einen Augenblick inne. Je weiter das Weibchen vom Schallerreger entfernt ist, desto mehr weichen die einzelnen Teilstrecken von der Luftlinie ab. In der Nähe des Schallerregers fallen die Teilstrecken mit der Luftlinie annähernd zusammen. Doch vollzieht sich auch in diesem Falle die Bewegung des Weibchens noch immer in kurzen Absätzen.

Werden nun die jeweiligen Entfernungen von der Schallquelle bei einer Reihe von Teilstrecken gemessen und deren Divergenz von der Luftlinie mit der erforderlichen Genauigkeit bestimmt, so scheint die Möglichkeit gegeben, das hier in Betracht kommende Orientierungsproblem auch auf mathematischem Wege zu verfolgen.

Dies und ebenso die Form des Weges, die während der Orientierungsbewegung eines des Tympanalorgans einseitig beraubten Weibchens zustande kommt, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

13. Die Antennen sind nach den bisherigen Untersuchungen für die Orientierung des Weibchens beim Aufsuchen des zirpenden Männchens aus einer größeren Entfernung unter gewöhnlichen Verhältnissen von keiner nachweisbaren Bedeutung. Der Fühler gänzlich beraubte, aber sonst unbeschädigte Weibchen finden die zirpenden Männchen auf dem festen Boden durchschnittlich gerade so sicher als vollständig unversehrte Weibchen.

Schlußbemerkung.

Diese Untersuchungen, deren Fortsetzung der Krieg und die bisherige Nachkriegszeit verhindert haben, sollen nun fortgeführt werden.

Zunächst wird es notwendig sein, die eingangs angegebene Versuchsanordnung weiter auszugestalten. Es soll die äußerste Hörweite meines Versuchstieres festgestellt und ferner die Möglichkeit einer akustischen Täuschung desselben untersucht werden. Endlich ist es aber auch wünschenswert, die Raumorientierung weiter zu verfolgen. Und da interessiert namentlich die Frage: Wie verhält sich das Weibchen von *Liogryllus campestris* L., wenn es das zirpende Männchen nur fliegend, beziehungsweise nur schwimmend erreichen kann.

Die definitive Arbeit wird über die Anordnung der in dieser Mitteilung angedeuteten Versuche sowie über die Einrichtung des Terrariums ausführlich berichten.